

Grundlegende Aspekte des ruminalen Kohlenhydrat-, Protein- und Vitaminstoffwechsels bei Milchkühen

G. BREVES¹ und P. LEBZIEN²

Zusammenfassung

Mit der Entwicklung des Vormagensystems nach der Geburt können durch mikrobielle Fermentations- und Syntheseleistungen qualitativ und quantitativ erhebliche Stoffwechselleistungen erbracht werden, die für die Milchproduktion der Kuh essentiell sind. Unter energetischen Gesichtspunkten steht die Produktion der kurzkettigen Fettsäuren (SCFA) Acetat, Propionat und Butyrat im Mittelpunkt, wobei zu berücksichtigen ist, dass dabei nicht unbeträchtliche Fermentationsverluste auftreten und nach Aufnahme der SCFA in das Pansenepithel ein signifikanter Anteil metabolisiert werden kann und daher dem Tier für andere Stoffwechselprozesse nicht mehr zur Verfügung steht. Durch den Einsatz ruminal geringer abbaubarer Stärke (sog. beständiger Stärke) wurde bereits vor über 20 Jahren damit begonnen, Fütterungskonzepte zu entwickeln, über die in begrenztem Umfang intestinal Energie bereitgestellt werden kann. Zu den dominierenden mikrobiellen Syntheseleistungen zählt die mikrobielle Proteinsynthese. Dabei stellt die Effizienz des mikrobiellen Wachstums eine variable Größe dar, die durch zahlreiche Faktoren des Pansenstoffwechsels, die es zu optimieren gilt, beeinflusst werden kann. Eine weitere wichtige Syntheseleistung besteht in der Bildung der B-Vitamine, bei denen entgegen bisherigen Annahmen nicht grundsätzlich von einer bedarfsdeckenden Synthese ausgegangen werden kann.

Schlüsselwörter: Kohlenhydratfermentation, SCFA-Absorption, mikrobielle Proteinsynthese, Vitamin-B-Synthese

Summary

Basic principles of intraruminal carbohydrate, protein and vitamin metabolism in lactating cows

During the early postnatal phase the functional development of the forestomach system results in substantial microbial fermentative and synthetic processes which are essential for high yielding cattle. Acetate, propionate and butyrate are the major end products of carbohydrate fermentation, however, significant fermentation losses have to be considered and due to intraepithelial SCFA degradation substantial decreases in SCFA availability can occur. The introduction of by-pass starch into cattle diets might help to improve the energy supply to cows, the quantitative contribution, however, is still under discussion. Microbial protein synthesis contributes to the overall protein supply to the animal. The efficiency of microbial growth is characterized by a high degree of variability which

¹ Physiologisches Institut, Stiftung Tierärztliche Hochschule Hannover, Bischofsholer Damm 15, 30173 Hannover; E-Mail: Gerhard.Breves@tiho-hannover.de

² Friedrich-Loeffler-Institut, Bundesforschungsinstitut für Tiergesundheit (FLI), Institut für Tierernährung, Bundesallee 50, 38116 Braunschweig

can be affected by several factors of rumen metabolism. Synthesis of B-Vitamins is a further synthetic property and in contrast to previous assumptions it has been recognized that microbial production does not necessarily meet the demand of the host animal.

Keywords: Carbohydrate fermentation, SCFA absorption, microbial protein synthesis, vitamin B synthesis

1 Einleitung

Beim neugeborenen Wiederkäuer sind zwar alle Magenanlagen bereits vorhanden, der Labmagen stellt jedoch den überwiegenden Anteil der gesamten Mägen dar, die mit etwa 20 – 25% insgesamt noch einen relativ geringen Anteil am gesamten Gastrointestinaltrakt (GIT) ausmachen. Mit der in den ersten Lebenswochen erfolgenden Entwicklung zum ruminierenden Wiederkäuer ändern sich mit der Entwicklung der Vormägen die Verhältnisse der einzelnen Magenabschnitte zueinander erheblich: die Vormägen machen 80 – 90% der Mägen aus, und alle Mägen zusammen erreichen bei Milchkühen einen Volumenanteil von bis zu 50% am gesamten GIT. Für diese morphologische Entwicklung ist die Aufnahme von Strukturbestandteilen und damit Rohfaser in der Ration entscheidend, da sie die Grundlage für die mikrobielle Besiedlung der Vormägen bilden. Auch wenn die zellulären Prozesse für die Entwicklung des Vormagensystems nicht im Detail geklärt sind, ist unstrittig, dass den Endprodukten der mikrobiellen Kohlenhydratfermentation eine wichtige Steuerungsfunktion zukommt. Mit der funktionellen Entwicklung mikrobieller Verdauungsprozesse in den Vormägen stehen dem Wirtsorganismus Fermentations- und Syntheseleistungen der Mikroorganismen zur Verfügung, die einen erheblichen Anteil der Verdauungsprozesse vermitteln und deren maximale Kapazität nur unter Erhalt einer wiederkäuergerechten Fütterung erreicht wird. Mit den folgenden Ausführungen sollen wesentliche Aspekte der ernährungsphysiologischen Grundlagen der mikrobiellen Kohlenhydratfermentation in Verbindung mit der intestinalen Kohlenhydratverdauung sowie der mikrobiellen Synthese von Protein und B-Vitaminen dargestellt werden.

2 Mikrobielle Kohlenhydratfermentation

Die Entwicklung der mikrobiellen Vormagenverdauung stellt den für Wiederkäuer entscheidenden evolutionsbiologischen Vorteil dar, denn über dieses System können nicht nur Abbauprodukte pflanzlicher Zellwandbestandteile dem Wirtsorganismus verfügbar gemacht werden, sondern über die Vormagenmikroorganismen können Aminosäuren, Proteine sowie B-Vitamine synthetisiert und unerwünschte Futterinhaltsstoffe zum Teil abgebaut werden. Am fermentativen Abbau pflanzlicher Kohlenhydrate sind zahlreiche mikrobielle Enzyme beteiligt. Die durch hydrolytische Spaltung der Zellwandbestandteile gebildeten Monomere werden in der anaeroben Glykolyse und im Pentose-Phosphat-Zyklus zu Pyruvat umgesetzt, das jedoch aufgrund der hohen Umsatzgeschwindigkeit in Richtung der kurzkettigen Fettsäuren (SCFA) und der Pansengase in der Pansenflüssigkeit praktisch nicht nachweisbar ist. Zum überwiegenden Teil werden als Endprodukte Acetat (60 – 70%), Propionat (15 – 20%) und Butyrat (10 – 15%) produziert; verzweigt- und längerkettige Fettsäuren wie iso-Butyrat und n- bzw. iso-Valerat können in geringen Anteilen ebenfalls gebildet werden, wobei sie z. T. aus dem Proteinabbau stammen. Die täglichen SCFA-Produktionsraten sind bei Schafen mittels Isotopenverdünnungsmethoden untersucht worden. Im Mittel liegt bei einer täglichen T-Aufnahme von

1 kg die SCFA-Produktionsrate bei ca. 6 Mol/Tag (BREVES et al., 1987). Von großen Wiederkäuern liegen dagegen erheblich weniger Messwerte vor, was vor allem mit der Problematik von Isotopenversuchen an Großtieren zu erklären ist. An laktierenden Kühen mit einer täglichen T-Aufnahme von etwa 14 kg bestimmte LEBZIEH (1980) eine SCFA-Produktionsrate von 71 Mol/Tag. Damit kann also pro kg T-Aufnahme von einer SCFA-Produktionsrate von 5 – 6 Mol/Tag ausgegangen werden, d.h. für Hochleistungskühe kann bei täglicher T-Aufnahme von 25 kg die SCFA-Produktionsrate auf 125 Mol/geschätzt werden. Aufgrund des pK_s -Wertes der SCFA von etwa 4,8 liegen sie im physiologischen pH-Bereich der Pansenflüssigkeit zum überwiegenden Teil in dissoziierter Form vor. Prinzipiell können sowohl die dissoziierte wie die undissoziierte Form über das Pansenepithel absorbiert werden. Infolge der Lipidlöslichkeit der undissoziierten Form kann dies über einfache Diffusion erfolgen, wobei die dafür erforderlichen Protonen über einen Na^+/H^+ -Austauscher geliefert werden können. Da die Lipidlöslichkeit der SCFA mit der Kettenlänge zunimmt, können für die einzelnen Fettsäuren entsprechende Unterschiede in der Diffusionsrate angenommen werden. Da die SCFA in undissoziierter Form hydrophile Eigenschaften haben, kann deren Transport nicht mittels einfacher Diffusion erfolgen. Als wesentlicher Mechanismus wird daher ein SCFA/ HCO_3^- - Austauscher angenommen, dessen molekulare Strukturen bislang jedoch noch nicht identifiziert sind. Nach Aufnahme der SCFA in das Vormagenepithel können sie entweder in unveränderter Form über die basolaterale Seite ins Pfortaderblut abgegeben oder intrazellulär metabolisiert werden. Für die basolaterale Abgabe der Metabolite werden verschiedene Mechanismen wie der MCT-1 diskutiert (MÜLLER et al., 2002). Der Umfang der intrazellulären Metabolisierung ist ebenfalls eine Funktion der Kettenlänge, so wird für Buttersäure angenommen, dass die intrazelluläre Metabolisierung bis zu ca. 75% der apikal aufgenommenen Menge betragen kann. Da die SCFA in der Pansenflüssigkeit ihren Hauptverteilungsraum haben und ihre Verwertung durch Pansenmikroorganismen quantitativ als unbedeutend beurteilt wird, kann aus der geschätzten Produktionsrate und der Abflussrate in Richtung Labmagen der Umfang der Gesamtaborption über die Vormagenwand geschätzt werden (Tab. 1). So werden ca. 85% der produzierten SCFA bereits in den Vormägen absorbiert. Bei einer Produktionsrate von 125 Mol/Tag entspricht dies einer Absorptionsrate von etwa 108 Mol/Tag. Bei einem molaren Propionanteil von 25% ergibt sich also eine Aufnahme von 27 Mol Propionat/Tag, das angesichts der quantitativ nicht genau charakterisierten intraepithelialen Metabolisierung nur zu einem gewissen Anteil für die hepatische und renale Gluconeogenese zur Verfügung steht. Selbst unter Berücksichtigung des aus der mikrobiellen Dickdarmfermentation stammenden Propionats können nur bis zu etwa 60 – 65% des für die Milchbildung notwendigen Glukosebedarfs aus Propionat gedeckt werden.

Tab. 1. Schätzwerte zur ruminalen SCFA-Absorption (25 kg T/Tag)
Estimated values of ruminal SCFA absorption

Ruminale SCFA-Produktion	125 Mol/Tag
Pansenflüssigkeitsvolumen	100 l
Fraktionelle Turnoverrate	0,07/h
Turnover	168 l/Tag
Mittlere SCFA-Konzentration	100 mmol/l
SCFA-Abfluss	16,8 Mol/Tag
Mittlere Nettoabsorption	108 Mol/Tag

3 Intestinale Kohlenhydratverdauung

Der endogene Glukosebedarf nimmt mit steigender Milchleistung zu. So liegt bei einer täglichen Milchleistung von 55 kg und einem Laktosegehalt von 48 g/kg der tägliche Glukosebedarf bei etwa 4 kg (Tab. 2). Dieser Bedarf kann nur durch die Gluconeogenese oder die intestinale Glukosebereitstellung gedeckt werden. Während über lange Zeit angenommen wurde, dass bei ruminierenden Wiederkäuern aufgrund des Umfangs der mikrobiellen Kohlenhydratfermentation in den Vormägen keine nennenswerte intestinale Kohlenhydratverdauung erfolgen kann, werden bereits seit über 20 Jahren Fütterungskonzepte überprüft, mit denen auch beim Wiederkäuer mit voll entwickeltem Vormagensystem ein erheblicher Anteil der Stärkeverdauung in den Dünndarm verlagert werden soll. So konnten REYNOLDS et al. (1997) aus einer Studie von Sutton & Oldham zeigen, dass die Getreidequelle den Umfang der intestinalen Kohlenhydratverdauung bedingt (Tab. 3). Aus derartigen Untersuchungen ist die Empfehlung zum Einsatz ruminal geringer abbaubarer Stärke entstanden. Sie beinhaltet, dass ein Teil der Stärke in den Vormägen mikrobiell nicht fermentiert wird und daher mit den Digesta in den Dünndarm fließt und dort enzymatisch verdaut und anschließend als Monosaccharid absorbiert wird. Da mit der Zunahme der Stärkemenge, die in den Dünndarm fließt, die Stärkeverdaulichkeit im Dünndarm abnimmt, ist die Kapazität der intestinalen Stärkeverdauung möglicherweise limitiert (Abb. 1). Dies kann sowohl enzymatisch als auch auf Ebene der intestinalen Transportsysteme erfolgen. Beide mögliche Faktoren sind bislang nicht vollständig

Tab. 2. Schätzung des Glukosebedarfes
Estimated values of glucose requirements

Milch (kg/Tag)	Laktoseabgabe ¹ (kg/Tag)	Glukosebedarf ² (kg/Tag)
25	1,20	1,8
35	1,68	2,5
45	2,16	3,2
55	2,64	4,0

¹ Laktosegehalt der Milch: 48 g/kg; ²Unter Einbeziehung weiterer Stoffwechselwege, z.B. Pentosephosphatzyklus für die de-novo Synthese von Milchfettsäuren

Tab. 3. Stärkepassage entlang des Gastrointestinaltrakts von vier laktierenden Kühen (SUTTON & OLDHAM in REYNOLDS et al., 1997)
Passage of starch throughout the gastrointestinal tract of four lactating dairy cows (SUTTON & OLDHAM in REYNOLDS et al., 1997)

	Gerste 60%	Gerste 90%	Mais 60%	Mais 90%
	Stärkepassage (kg/Tag)			
Aufnahme	4.0	5.5	4.4	6.4
Duodenum	0.6	0.8	2.2	3.5
Ileum	0.1	0.2	0.6	1.1
Faeces	0.1	0.1	0.2	0.7

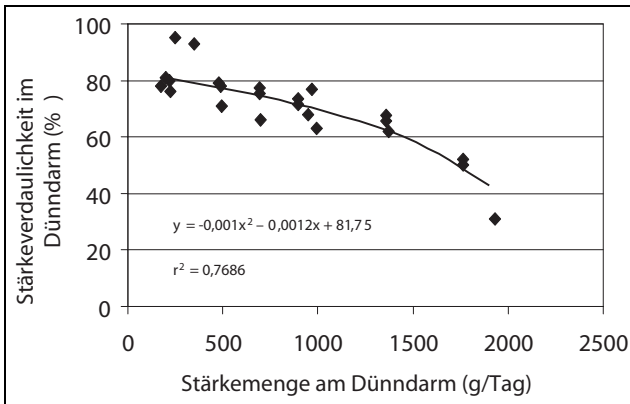


Abb. 1. Einfluss der Stärke menge am Dünndarm auf die Stärkeverdaulichkeit (nach AXE et al., 1987; BOCK et al., 1991; HIBBERD et al., 1985; KARR et al., 1966; Zinn et al. 1988; 1989; MATTHÉ, 2001)
Influence of starch quantity at small intestine upon its digestibility

geklärt, so dass zur Kapazität der Glukosebereitstellung aus dem Dünndarm noch keine abschließende quantitative Bewertung erfolgen kann. Es ist ferner nicht eindeutig geklärt, in welcher Weise der Glukoseeintritt in die Leber die Gluconeogenese beeinflusst. Falls eine gesteigerte Passage von Glukose in die Leber die Gluconeogeneserate reduziert, würde der Einsatz beständiger Stärke nur noch sehr begrenzt Sinn machen.

4 Mikrobielle Proteinsynthese

Die vom Wiederkäuer aufgenommenen Stickstoffverbindungen, zum größten Teil pflanzliche Proteine, aber auch Nukleinsäuren, Nitrate, Amide, freie Aminosäuren, Ammoniak und Harnstoff, unterliegen in den Vormägen vielfältigen Umsetzungen. Die Proteine werden je nach Art und Behandlung sowie Verweildauer und Fermentationsverhältnissen im Pansen in unterschiedlichem Umfang in Peptide, Aminosäuren und Ammoniak zerlegt. Einige Peptide und Aminosäuren werden von Mikroben als Bausteine für die Synthese von Mikrobenprotein aufgenommen oder passieren zusammen mit dem unabgebauten Futterprotein (UDP) die Vormägen und erreichen das Duodenum, um dort der körpereigenen Verdauung zur Verfügung zu stehen. Der überwiegende Teil wird jedoch im Pansen ebenso wie Futterharnstoff und andere Nicht-Protein-Stickstoff-Verbindungen zu Ammoniak abgebaut, der den meisten Pansenbakterien als Baustein für die Synthese von Bakterienprotein dient. Über den Stickstoffbedarf der Pansenbakterien hinausgehende Ammoniakmengen werden über das Pansenepithel resorbiert, in der Leber zu Harnstoff umgewandelt und entweder später bei Mangel an Stickstoff im Pansen über die Pansenwand oder den Speichel in den Pansen rezirkuliert (Rumino-hepatischer Kreislauf) oder über die Niere mit dem Harn ausgeschieden. Letzteres führt zu einer ineffizienten Stickstoffnutzung, einem Anstieg des Harnstoffgehaltes in Blut und Milch, einer Stoffwechselbelastung des Tieres und einer Belastung der Umwelt.

Unter der Voraussetzung einer ausreichenden Versorgung der Pansenmikroben mit allen essentiellen Nährstoffen steht der Umfang der mikrobiellen Proteinsynthese in enger Beziehung zur Menge an verfügbarer Energie im Pansen. Als Mittelwert für die Effizienz der mikrobiellen Proteinsynthese kann von etwa 185 g je kg fermentierte organische Substanz oder 10,1 g je MJ umsetzbare Energie ausgegangen werden. Das heißt, dass im Pansen einer Milchkuh von 600 kg Lebendmasse mit einer Milchleistung von 35 kg FCM fast 2,5 kg Mikrobenprotein je Tag synthetisiert werden. Allerdings weist die Effizienz

Tab. 4. Effizienz der mikrobiellen Proteinsynthese nach verschiedenen Literaturquellen (g Mikrobienprotein/kg fermentierter organischer Substanz)
Efficiency of microbial protein synthesis (different data from literature; microbial protein/g fermented organic matter (g/kg))

Quelle	Mittelwert	von – bis
STERN et al., 1994	181	69 – 266
LEBZIEN und VOIGT, 1999	188	63 – 313
NRC, 2001	186	75 – 338

des mikrobiellen Wachstums in Abhängigkeit von einer Vielzahl zum Großteil noch weiter zu untersuchenden Einflussfaktoren eine extrem hohe Variabilität auf (Tab. 4).

Mit zunehmender Milchleistung steigt der Bedarf der Milchkühe an nutzbarem Rohprotein stärker als die mikrobielle Proteinsynthese, was dazu führt, dass ein höherer Anteil an UDP in der Ration und/oder eine effizientere mikrobielle Proteinsynthese anzustreben sind. Faktoren die die mikrobiellen Umsetzungen im Pansen beeinflussen, sind unter anderem – neben einer Vielzahl noch unbekannter Parameter – vor allem der Pansen-pH-Wert, die Speichelsekretion sowie die Flüssigkeits- und Partikelverweildauer im Pansen.

5 Mikrobielle Synthese von B-Vitaminen

Zu den weiteren grundlegenden Syntheseleistungen der Vormagenmikroorganismen zählt die Synthese von B-Vitaminen. Während in den Bedarfsnormen für Wiederkäuer noch heute davon ausgegangen wird, dass die mikrobielle Synthese und die nachfolgende Absorption zu einer praktisch bedarfsdeckenden Versorgung des Wirtstieres führen,

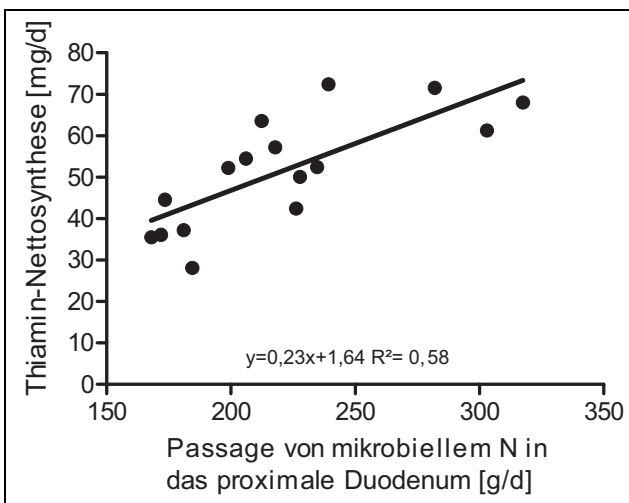


Abb. 2. Thiaminnettosynthese als Funktion der Passage von mikrobiellem N in das proximale Duodenum von Kühen (BREVES et al., 1981)
Net thiamine synthesis as a function of microbial N passage into the proximal duodenum of cows

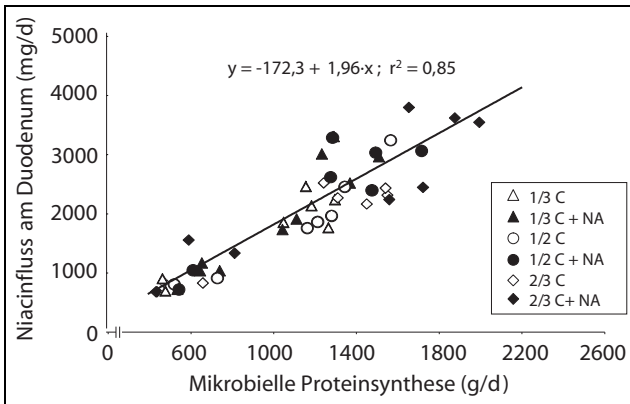


Abb. 3. Beziehung zwischen mikrobieller Proteinsynthese und Niacinfluss am Duodenum (NIEHOFF, 2009) (C = Konzentratanteil, NA = Niacin)

Relation between microbial protein synthesis and niacin flow at the duodenum (C = share of concentrate, Na = niacin)

wird dies bereits seit fast 15 Jahren im Zusammenhang mit Veränderungen bei der Fütterung von Hochleistungskühen vermehrt kritisch hinterfragt.

Wie am Beispiel von Thiamin (BREVES et al., 1981, Abb. 2) und Niacin (NIEHOFF, 2009, Abb. 3) gezeigt, stehen einige B-Vitamine in engem linearen Zusammenhang mit dem Umfang der mikrobiellen Proteinsynthese. Dieser Zusammenhang darf jedoch nicht als allgemeingültig auch für andere B-Vitamine übernommen werden, da Hinweise vorliegen, dass die Zunahme mikrobieller Stoffwechsellleistungen auch zur Verringerung der ruminalen Vitaminsynthese führen kann; es besteht also die Notwendigkeit zu weiterführenden Untersuchungen in dieser Fragestellung.

Literatur

- AXE, D.E., K.K. BOLSEN, D.L. HARMON R.W. LEE, G.A. MILLIKEN and T.B. AVERY, (1987): Effect of wheat and high moisture sorghum grain fed singly and in combination on ruminal fermentation, solid and liquid flow, site and extent of digestion and feeding performance of cattle. *J. Anim. Sci.* **64**, 897-906.
- BOCK, B.J., D.L. HARMON, R.T. BRANDT and J.E. SCHNEIDER, (1991): Fat source and calcium level effects on finishing steer performance, digestion and metabolism. *J. Anim. Sci.* **69**, 2211-2224.
- BREVES, G., M. BRANDT, H. HÖLLER and K. ROHR, (1981): Flow of thiamin to the duodenum in dairy cows fed different rations. *J. Agric. Sci.*, **96**, 1981, 587 – 591.
- BREVES, G., E. SCHULZE and H.P. SALLMANN, (1987): Sodium ($1-^{13}\text{C}$) acetate as a label for measuring acetate production rate in the rumen of sheep. *J. Vet. Med. A*, **34**, 698 -702.
- HIBBERD, C.A., D.G. WAGNER, R.L. HINTZ and D.D. GRIFFIN, (1985): Effects of sorghum grain variety and reconstitution on site and extent of starch and protein digestion in steers. *J. Anim. Sci.* **61**, 702-712.
- KARR, M.R., C.O. LITTLE L. MITCHEL and G.E. JR, (1966): Starch disappearance from different segments of the digestive tract of steers. *J. Anim. Sci.* **25**, 652-654.
- LEBZIEN, P., (1980): Untersuchungen zur Quantifizierung der Produktionsraten an flüchtigen Fettsäuren im Pansen von Milchkühen beim Einsatz von Futtermitteln mit unterschiedlicher Energiekonzentration. Diss. agr. Universität Hohenheim.
- LEBZIEN, P. and J. VOIGT, (1999): Calculations of utilizable crude protein at the duodenum of cattle by two different approaches. *Arch. Anim. Nutr.* **52**, 363-369.

- MATTHÉ, A., (2001): Nährstoffumsetzungen im Verdauungstrakt des Rindes nach Einsatz unterschiedlicher Mengen an Mais- oder Weizenstärke. Diss. agr. Justus-Liebig-Universität Gießen.
- MÜLLER, F., K. HUBER, H. PFANNKUCHE, J.R. ASCHENBACH, G. BREVES and G. GÄBEL, (2002): Transport of ketone bodies and lactate in the sheep ruminal epithelium by monocarboxylate transporter 1. *Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver Physiol.* **283**, G1139-G1146.
- NIEHOFF, I.-D., (2009): Investigations on the effects of niacin supplementation to different rations on rumen fermentation, duodenal nutrient flow and several serum and milk parameters in dairy cows. Diss. agr. Christian Albrecht Universität Kiel.
- NRC (NATIONAL RESEARCH COUNCIL), (2001): Nutrient requirement of dairy cattle. 7th Ed. National Academy Press, Washington DC, 381 pp.
- REYNOLDS, C.K.J., J.D. SUTTON and D.E. BEEVER, (1997): Effects of feeding starch to dairy cattle on nutrient availability and production. In: Garnsworth PC, Wiseman J, Haresign W Recent advances in animal nutrition. Nottingham University Press, Nottingham 105-133 pp.
- STERN, M.D., G.A. VARGA, J.H. CLARK, J.L. FIRKINS, J.T. HUBER and D.L. PALMQUIST, (1994): Evaluation of chemical and physical properties of feeds that affect protein metabolism in the rumen. *J. Dairy. Sci.* **77**, 2762-2786.
- ZINN, R.A., (1988): Comparative feeding value of supplemental fat in finishing diets for feedlot steers supplemented with and without monensin. *J. Anim. Sci.* **66**, 213-227.
- ZINN, R.A., (1989): Influence of level and source of dietary fat on its comparative feeding value in finishing diets for feedlot steers: metabolism. *J. Anim. Sci.* **67**, 1038-1049.